

A large, stylized L-shaped frame in the top-left corner, composed of multiple nested rectangular outlines.

TARTU ÜLIKOOL

A large, stylized L-shaped frame in the top-right corner, composed of multiple nested rectangular outlines.

NEUROHISTOLOOGIA

A large, stylized L-shaped frame in the bottom-left corner, composed of multiple nested rectangular outlines.

TARTU 1992

A large, stylized L-shaped frame in the bottom-right corner, composed of multiple nested rectangular outlines.

TARTU ÜLIKOOL

Dietrich Graf v. Keyserlingk

Ülo Hussar

NEUROHISTOLOOGIA

Loengud:

Telencephalon

Cortex

Cerebellum

Dienecephalon

Thalamus

Hypothalamus

Basalganglia

Truncus cerebri

Medulla spinalis

Praktikumi preparaadid:

Cortex parietalis

Cortex motorica

Cortex visualis

Bulbus olfactorius

Hippocampus

Cortex cerebelli

Thalamus

Hypothalamus

Basalganglien

Mesencephalon

Isthmus pontis

Pons

Medulla oblongata

Medulla spinalis

Spinaalganglion

Tartu 1992

KUSTUTATUD

Arh.

Tartu Ülikooli
RAAMATUKOGU

12237

Dietrich Graf v. Keyserlingk
Ülo Hussar
NEUROHISTOLOOGIA
Tartu Ülikool
EE2400 Tartu, Ülikool 18.
2.75, 2, 16. T. 414. 500.
TÜ trükikoda, EE2400 Tartu, Tiigi, 78.

© Dietrich Graf v. Keyserlingk, Ülo Hussar, 1992

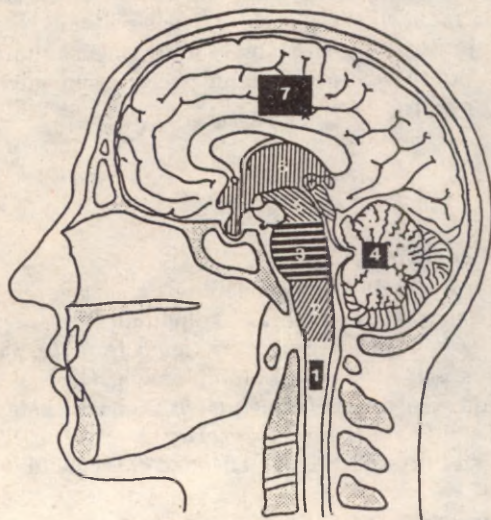
Tsentraalnärvisüsteemi jaotus

Tsentraalnärvisüsteem (TNS) jaguneb selja- ja peaajuks.

Seljaaju (*medulla spinalis*) TNS kõige lihtsama ehitusega osa, on ca 30 cm pikkune silinderjas vää, mis paikneb lülisambakanalis.

Peaaju (*encephalon*) paikneb koljuõõnes.

Peaaju esimeseks osaks, seljaaju vahetuks jätkuks, on piklikaju (*medulla oblongata*). Järgneb sild (*pons*). Natiivpreparaadis on sild hästi eristatav: see on tagaaju (*metencephalon*'i) ventraalsuunas selgelt esile võlvuv ristimõik. Tagaaju dorsaalosa kannab väikeaju (*cerebellum*'i) nimetust. Väikeaju iseloomustavad õhukesed käärud — väikeajulehekese (*folia cerebelli*).



Jn. 1. Aju mediaanne sagitaallõik. Ajuosade paigutus koljuõõnes.

Keskaju, *mesencephalon*, on eelnimetatud ajuosade jätkuks. Ta jaguneb kolmeks osaks: suurajujalakese põhimik (*basis pedunculi s.*

crura cerebri), keskajukatend (*tegmentum mesencephali*) ja keskajukate (*tectum mesencephali s. lamina quadrigemina*). *Basis pedunculi* on ventraalselt paiknev paariline mõigas; *tegmentum mesencephali* on dorsaalselt kaetud *tectum mesencephali* poolt ja väliselt vähenähtav.

Vaheaju (*diencephalon*) järgneb keskajule ja moodustub neljast osast: talamus (*thalamus*), epitalamus (*epithalamus*), hüpotalamus (*hypothalamus*) ja subthalmus (*subthalamus*).

Otsaaju e. suuraju (*telencephalon s. cerebrum*) on TNS eesmine osa, mis inimesel on saavutanud fülogeneetilise arenemise kõrgeima astme. Välis- (vaba) pind on kaetud sügavate vagudega (*sulci cerebri*) piiristatud kääruvõlviga (*hemispheria (pallium ja nuclei basales s. corpus striatum)*) ja paarituteks ühendusosadeks — kommissuurideks (*commissurae*). Mantel (*pallium*) on poolkera perifeerne osa, mille väliskihi moodustab rakuline hall substants — suurajukoor (*cortex cerebri*) ja sisemise osa kiuline valgeaine e. säsi. Poolkera alapinna lähedal on taas rakuline hallaine basaal- e. põhimiktuumaden (*nuclei basales*): sabatuum (*nucleus caudatus*), läätsuum (*ncl. lentiformis*) ja mandelkeha (*corpus amygdaloideum*). Neuraaltoru õõnest areneb ajuvatsakeste süsteem — mitmesuguse suuruse ja kujuga kambrikesed/õõnsused, mis täidetud tserebrospinaalvedelikuga (*liquor cerebrospinalis*).

Neocortex

Makroskoopiline pilt

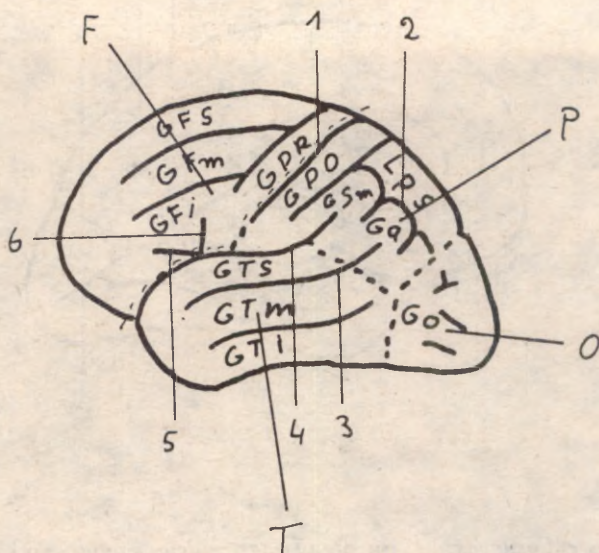
Neocortex on mantli fülogeneetiliselt uus, sagarateks (*lobi*) arenenud osa. Sagaraid nimetatakse koljuluudele vastavalt otsmiku-, kiiru-, kukla-, oimu- ja saaresagaraks (*lobus frontalis, parietalis, occipitalis, temporalis et insularis*). Limbine sagar (*limbus*) paikneb suuraju ja vaheaju piiril. Saart (*insula, lobus insularis*) katavad/varjavad tugevalt arenenud naaberosad. *Allocortex* on arenguliselt vanem kooreosa, tal on ka fülogeneetiliselt ürgsemad ehituslikud ja talitluslikud tunnused.

Lateraalvaade

Kõige markantsem on *sulcus lateralis*, mis algabaju basaalpinnalt ja jätkub lateraalsuunas. *Sulcus* annab *ramus anteriori*, *ascendens*i, mis peaaegu püstloodis tõuseb üles ja peamise haru, *ramus posteriori*.

Järgmiseks põhivaoks on *sulcus centralis*. See algab mantli dorsaalservast, ca 1 cm kiirust tagapool, otsmiku- ja kuklapoolusi

ühendava telje keskelt. Laskub siis ca 70° nurga all basaalsuunas, moodustades piiri frontaal- ja parietaalsagara vahel.



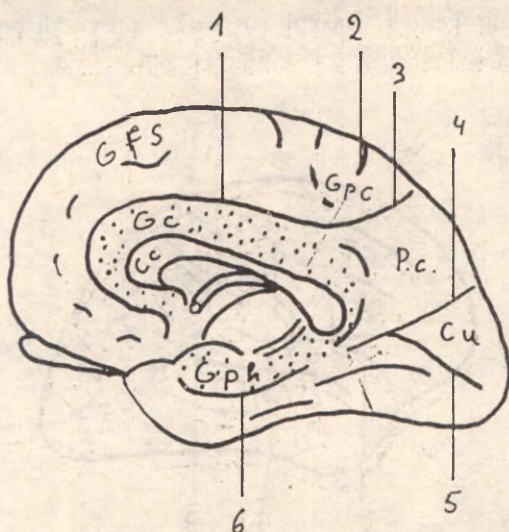
Jn. 2.

Sulcus interparietalis jagab parietaalsagara *lobus parietalis inferior*'iks ja *superior*'iks. *Lobus parietalis inferior* koosneb kahest tähtsast kõnekeskusest — *gyrus supramarginalis* (*sulcus lateralis*'se lõpus) ja *gyrus angularis* (*sulcus temporalis superior* 'i lõpus).

Gyrus temporalis superior'i dorsaalpinnal on ristikäärud (*gyri temporales transvers*). Need moodustavad primaarse kuulmiskeskuse. *Lobus insularis* tuleb täies ulatuses nähtavale vaid siis, kui eemaldada frontaalne, parietaalne ja temporaalne *operculum*. Insulaarorgan on koore ala, mis jääb basaalganglionidest lateraalsemale. Arengus maha jäänud osana on ta, nagu juba eespool rõhutatud, kaetud/varjatud tugevalt arenenud naaberosade poolt. Basaalpinnal on saare alumine poolus, *limen insulae*.

Mediaalvaade

Pinnareljeefi kujundavad juba loetletud sagarad ja *lobus limbicus*. Mõhnkeha (*corpus callosum*) ühendab aju poolkerasid. Mantli ja



Jn. 3.

corpus callosum'i vahel on sügav vagu, *sulcus cinguli*. Ajukäär *corpus callosum*'i ümber on *gyrus cinguli*, mis kuulub limbilisele sagarale.

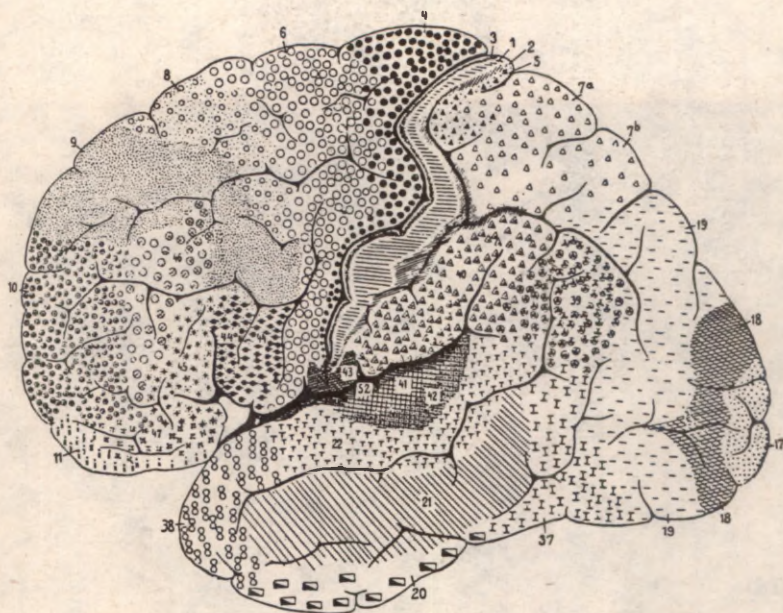
Osa parietaalsagarast *ramus marginalis*'e s. *cinguli* ja *sulcus parietooccipitalis*'e vahel on *pr(a)ecuneus*. Kuklasagar algab mediaalküljel *sulcus parietooccipitalis*'ega. Piir temporaalsagaraga ei ole terav. *Sulcus calcarinus* algab ca 8 mm kaugusel kuklapoolusest ja kulgeb S-kujuliselt möhnkeha (*splenium*'ini); seejärel ühineb *sulcus parietooccipitalis*'ega.

Mikroanatomia

Mikroskopeerimisel saab nõrgal suurendamisel eristada koore rakulise ehituse (tsütoarhitektoonika) ja säsi kiulise ehituse (müeloarhitektoonika) regionaarseid erinevusi. Ajukoor jaguneb väljadeks (*areae*). Kooreväli on naabervälja omast erineva kindla histomorfoloogilise ehitusega ala. Inimesel saab eristada vähemalt 200 suuraju koore tsütoarhitektoonilist välja.

Joonisel 4 ja 5 on toodud klassikalised kooreväljade kaardid saksa neuroanatomy Brodmann'i järgi.

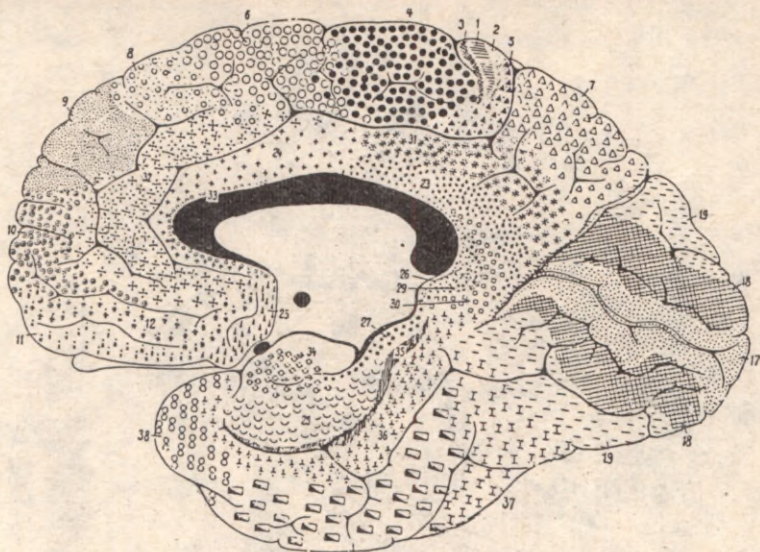
Väljade numeratsioonil puudub topograafiline süsteem, ta vastab lihtsalt uurimistööde järjekorrale.



Jn. 4.

Tsütoarhitektoonika

- I. Molekulaarkiht (*lamina molecularis*), rakuvaene kiht, sisaldab rohkesti närvikiude.
- II. Välimine sõmerkiht, *lamina granularis externa*, rakurikas, tihedalt täidetud väikeste ümarate närvirakkude, sõmerrakkudega.
- III. Välimine püramiidkiht (*lamina pyramidalis externa*), kõige laiem kiht, mis omakorda jaguneb kolmeks: välimine kiht väikeste püramiidrakkudega, keskmine rakuvaene ja heledam ning sisemine keskmiste püramiidrakkudega.
- IV. Sisemine sõmerkiht (*lamina granularis interna*), tihedalt täidetud väikeste sõmerrakkudega. Mikroskopeerimisel kõige kergemini leitav, n.ö. orientiirkiht teiste kihtide leidmiseks.
- V. Sisemine püramiidkiht (*lamina pyramidalis interna*), suurte püramiidrakkudega, mis motoorses koores (*gyrus pr(a)ecentralis*'es) kannavad Betzi hiidpüramiidrakkude nime.



Jn. 5.

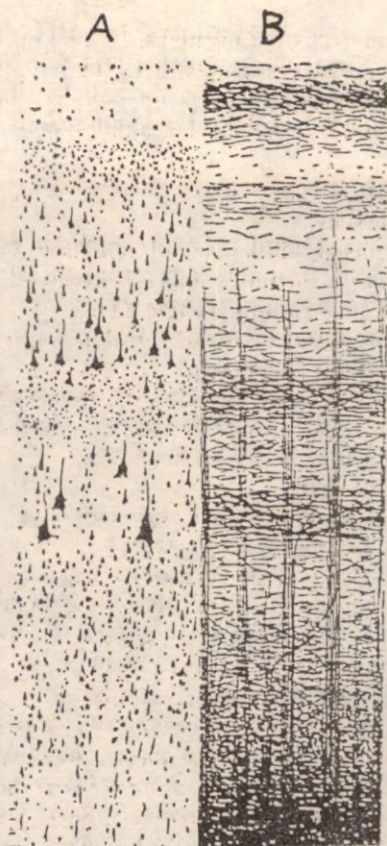
VI. Multiformen kiht (*lamina multiformis*) polümorfsete närvirakkudega.

Koorerakud

Neuronid jagunevad kahte rühma. Golgi I tüüpi neuronid on pikaaksonilised, aksonid jõuavad alati koorest sisse (valgeainesse). Golgi II tüüpi neuronid on võrdjätkelised (akson ei ole dendriitidest pikem) ja nende jätked ei ulatu rakukehast eriti kaugele, seepärast nimetatakse neid ka interneuroniteks. *Neocortex*i närvirakkudest on 80 % Golgi I tüüpi ja vaid 20 % II tüüpi.

Golgi I tüüpi neuronid on püramiidrakud. Nad moodustavad erutust soodustavaid I tüüpi sünapse. Reeglina kuuluvad kõik koorest väljuvad aksonid püramiidrakkudele. Seega, suuraju koorest lähtuvad vaid erutust kandvad impulsid.

Golgi II tüüpi rakud on ilma ogajate lõpphargusteta dendriitidega rakud. Enamikul aksonitel on erutust pärssivad II tüüpi sünapssid.



Jn. 6.

Kooreväljade vertikaalne jaotus

Väljade vertikaalne jaotus täiendab horisontaaltasandite pilti. Vertikaalselt lisanduvad tsütoarhitektoonikale vertikaalsed näitajad: säsiikiired, radiaalkiudude kimbud jne.

Peale mikroelektroodi vertikaalset sissevüimist sensüblisse ajukoore läbi kõigi kihtide järgneb kõikides rakkudes üheaegne vastus ärritusele. Viltuse torke korral on haaratud ka naabergrupid, mis samaaegselt võivad reageerida teistele ärritustele. Ärritust vastu võtvaid piirdunud regioone ja väiksemaid alasid partselle, nimeta-

takse sageli sammasteks või juttideks. Nendel on mitmesugune kuju ja ulatus, nad võivad olla omavahel läbi põimunud (teineteisesse sulundunud). Nägemispiirkonnas on näiteks silma dominantjutid. Need on ca 400 μm laiused jutid rakkudest, mis reageerivad silma ärritusele.

Afektne koor

Projektsioonikiud

Koore aferentsed kiud algavad põhiliselt talamusepiirkonnas. Impulsid lateraalselt, mediaalselt ja eesmiselt talamuse kompleksilt jõuavad sisemise sõmerkihini (*lamina IV*).

Aferentsed impulsid talamuse intralaminaartuumadest jõuavad koore molekulaarkihiti (*lamina I*).

Neocortex'isse suunduvad basaalse *telencephalon*'i ncl. *basalis Meynert*'i koliinergilised, *locus coeruleus*'e adrenergilised ja ajutüve Raphe tuuma serotoniinergilised kiud.

Assotsiatiivsed kiud

Paljudel koorepiirkondadel on side- ja tagasisidekiud e. projektsiooni- ja tagasiprojektsioonikiud.

Projektsioonidel koorde ja koorest välja on üldjoontes kindel topograafia, s.t. impulsi levikul ei haarata naaberalasid. Siiski levib impulss mõningal määral üle kogu sagara ja tekivad lõhed (pilud), mis annavad mosaiikse või fraktureeritud pildi.

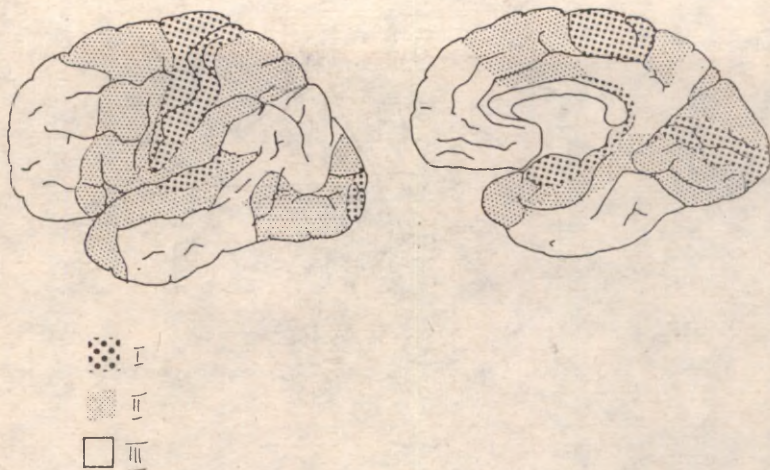
Neocortex'i kolm talituslikku ala/viisi

On olemas nn. projektsiooniareaalid, mis on nii mootorsete teede lähteks kui ka sensoorsete ahelate finaalsiks. Projektsiooniareaalidesse mittekuuluv ala on assotsiatiivne koor. See jaguneb uni- ja multimodaalseks (modaliteet = tunnete vastuvõtlikkuse viis). Unimodaalne assotsiatiivne koor on kujunenud projektsiooniareali ümber ja on ainult kindla tundlikkusega seotud. Unimodaalse assotsiatiivse väljaga külgnevad multimodaalsed assotsiatiivsed väljad, mis seotud mitmesugust liiki tundlikkuse ja mootorikaga.

Motoorne koor

Primaarne motoorne koor on somatotoopiliselt liigendatud, vastaskehapooled on nagu homunkulusel peegelpildis paigutatud. Üldpilt haarab paljusid faktoreid, ent ometi on terviku formeerimisel (näiteks kõrisõlm, kõri, jalg, käsi, kõõlused) puudu mitmest organist ja organisüsteemist. Homunkulus peegeldab liikuvust ilma lihasteta.

Premotoorne ala haarab 6. välja kaasa arvatud suplementaaraareal (6. väljas mediaalosa), välja 8. (eeskätt frontaalse silmaväljaga) ja välja 44. (Broca kõnekeskuse tagumise osa).



Jn. 7.

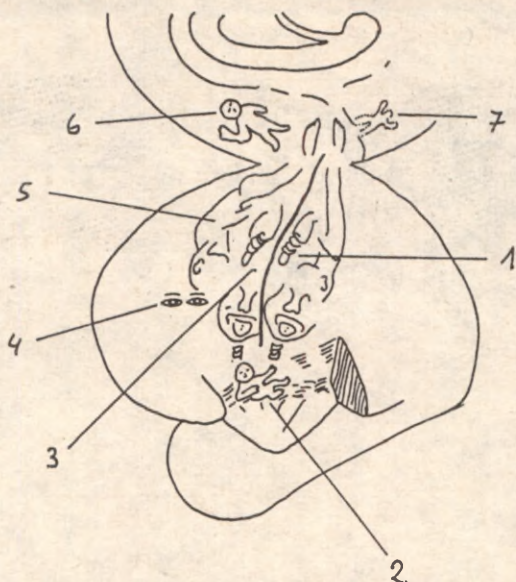
Väljal 6. paikneb seljalihaste, puusaliha ja vaagna erutus-keskus. Selle välja neurotsüüdid põhjustavad lihaskontraktsiooni tüvelihaskonnas ja seejärel distaalsetes (jäseme-) lihastes.

Suplementaarne motoorne väli paikneb *gyrus paracentralis*'e ees mediaalküljel. Selles väljas on kogu keha mõlemas poolkeras täielikult projitseeritud. Pea on suunatud ette, jalad taha. Bilateraalne projektsioon väljades tagab bilateraalse liigutuste koordineerimist. Muide, erutuse juhtimisel vaimse tegevuse korral on suplementaarne motoorne väli (mitte aga ülejäänud motoorsed väljad) kõrgendatud aktiivsuse seisundis.

Frontaalne silmaväli (*area 8*) paikneb keskmisel frontaarkäärul, projitseerub premotoorses väljas ning *colliculus superior*'il ja silla vaatetsentrumis.

Brocaväli on funktsionaalselt premotoorne. Saab aferentse innervatsiooni väljalt 45, mida omakorda innerveerivad Wernicke väli ja *gyrus angularis*. Väli 44 projitseerub motoorsesse koorde ja on seotud grammatilise kõne ja kirjaga.

Somatosensiibel koor. Primaarne projektsiooniväli paikneb sul-



Jn. 8.

cus centralis'e põhjas, väljas 3a, ja tagaseinas, väljas 3b. Posttsentraalkääruga ühineb assotsiatiivne koor väljaga. 1, 2 ja 5. Sekundaarne somatosensorne väli on parietaalne *operculum*.

Nägemiskoor. Nägemise projektsiooniväli paikneb Brodmanni väljas 17 (visuaalne väli 1, V 1), mis piirneb *sulcus calcarinus*'ega. Nägemiskoores paiknevad dominantsed silmasambad (orientatsiooniks ja värvuste eristamiseks).

Väljas V2 leiduvad rakud, mis eriti elavalt reageerivad kontrastsetele valgusärritustele. Visuaalset koort on uuritud morfoloogiliselt kuni Brodmanni väljadeni 37, 20 ja 21, mis kokku moodustavad alumise temporaalregiooni.

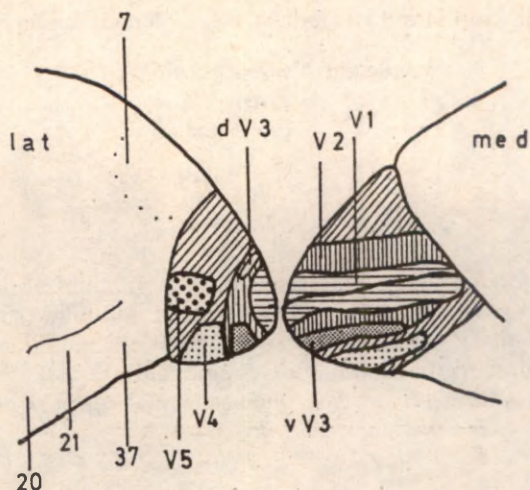
Värviasting kulgeb V1-st üle V2 kuni V4-ni (*area 19* osa).

Ruumiaisting tekib eelkõige tsentrumites V1 ja V2.

Suuna- (orientatsiooni-) tsentrid koonduvad visuaalvälja V5.

Kuulmisväli. Kuulmise projektsiooniväli (A1) paikneb Heschli ristikäärudel. See vastab Brodmanni väljadele 41 ja 42.

Väljal A1 on omapärane funktsionaalne jutilisus. Tundlikkus madalate toonide suhtes asub lateraalselt, kõrgete toonide suhtes aga



Jn. 9.

mediaalselt saarel (*insula*) (tonotoopne liigendus).

Auditiivne assotsiatiivne koor (A2) on primaarne kuulmisväli. Selle juurde kuuluvad veel Brodmanni väljad 52 ja 22. Need väljad sisaldavad neuroneid, mis reageerivad eelkõige mitmesuguse sagedusega ja kestvatele toonidele. Assotsiatiivne väli projitseerub Wernicke kõnekeskuses.

Multimodaalne koor koosneb lühijätkelistest assotsiatiivsetest neuronitest, mis seostuvad unimodaalsete assotsiatiivsete neuronitega, ja pikajätkelistest assotsiatiivsetest neuronitest, mille jätked moodustavad põimikuid. Kiudude põimikud kuuluvad käärule *gyrus cinguli* ja väljale *area entorhinalis*.

Prefrontaalne koor, Brodmanni väljad 9, 10, 11, 12. Füüsilised parameetrid (kuju, värvus jne.) on neuronite aktiivsuse hindamisel vajalikud, kuid mitte piisavad. Neuronite käitumist mõjustavad oluliselt ka nende varasemad kogemused (neuroadaptiivsus).

Parietaaltemporaalne koor, tagumise multimodaalne assotsiatiivne ala. Siia kuuluvad Brodmanni väljad 7, 31, 40, 22 ja 21. Funktsionaalselt on väljad seotud suuna (parem-vasem) eristamisega.

Vasak poolkera. Täiskasvanutel 95–98 %-l on kõne seotud vasema poolkeraga.

Paremas poolkeras, Wernicke kõnekeskuse vastasväljas, on muu-

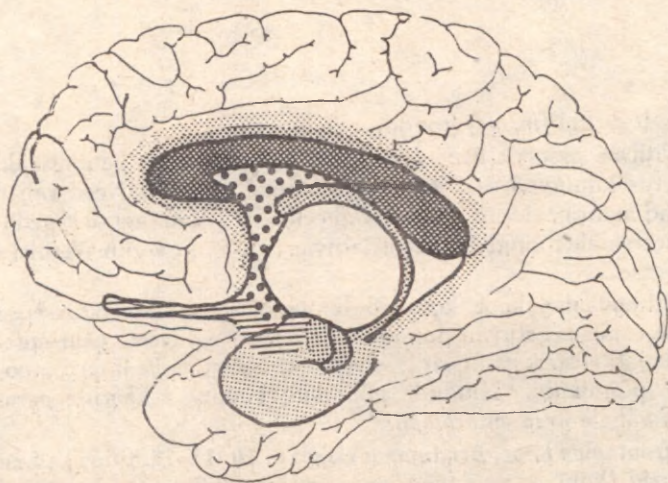
sika (heli, laul) ja kunsti (joonistamine, joonestamine, kiri) keskused.

Preparaadid	<i>cortex parietalis</i>
	<i>cortex motorica</i>
	<i>cortex visualis</i>

Allocortex

Allocortex on limbilise süsteemi koor. Limbilisse süsteemi kuuluvad ka sügavamal paiknevad struktuurid. Limbiline süsteem areneb *telencephalon*'i materjalist; on seotud haistmistundlikkusega (aistingu kujunemine, regulatsioon, kodeerimine mällu).

Eristatakse kolme osa: *pars paleolimbica*, *pars archilimbica* ja basaalne *telencephalon*.



Jn. 10.

Pars paleolimbica

Siia kuuluvad

bulbus olfactorius,
tractus olfactorius,

striae medialis et lateralis,
area olfactoria,
tuberculum olfactorium,
gyrus ambiens,
gyrus semilunaris,
corpus amygdaloideum

Area olfactoria algab *tr. olfactorius*'e lõpus. *Trigonum olfactorium*'il jaguneb *tractus olfactorius* kaheks: *stria olfactoria medialis et lateralis*. *Striae olfactoriae* piiravad *area olfactoria* rombjaat välja ventraalselt. Dorsaalse ja mediaalse piiri moodustab *tractus opticus*, mis kuulub juba vaheaju koosseisu.

Stria olfactoria medialis kõverdub mantli serval. Ta lõpeb *gyrus paracentralis*'e ja *area subcallosa* vahel. *Stria olfactoria lateralis* lõpeb väikesel kõrgendikul (*gyrus semilunaris*) rombja välja tagumisel piiril. *Gyrus semilunaris* on *uncus*'e osa, mis kuulub mandeltuumale. Osa kiude jätvad rombja välja ja lõpevad *gyrus ambiens*'is, mis kuulub *gyrus parahippocampalis*'e *regio entorhinalis*'ele.

Corpus amygdaloideum on *telencephalon*i tuumade kompleks koos koore osaga (*uncus, gyrus semilunaris*). Ta paikneb temporaalsagara mediaalsel küljel külgvatsakese alasarve tipu ees ja piirneb basaalse *telencephalon*'iga.

Mikroskoopiline anatoomia

Bulbus olfactorius

Eristatakse kuut kihti. Väliskihis paiknevad *fila olfactoria* peened müeliinitud kiud. Järgnevad *glomerula olfactoria*'te kiht, põimikkiht, mitraalrakuline kiht, sõmerkiht. Sisekihti koonduvad müeliinkiud, mis suubuvad *bulbus olfactorius*'est *tractus*'se.

Aksoniteta sõmerrakkude dendriidid jõuavad põimikkihti, kus kontakteeruvad mitraal- ja pintsellakkude dendriitidega. Moodustuvad dendriididendriitilised retsiprooksed sünapsid, moodustub *gemmula*.

Preparaat: *bulbus olfactorius*

Trigonum olfactorium

Area olfactoria anterior'i koor on kolmekihiline. Pindmisele rakuvaesele molekulaarkihile, *stratum moleculare*'le järgneb tihedarakuline *stratum densocellulare* ja lõpuks süvakiht *stratum multiforme*.

Mandeltuum. Mandeltuumas on kortikomedialne ja basolateraalne tuumade grupp ning *ncl. centralis*.

Funktsioon

Bulbus olfactorius. Maitseastingute kodeerimine aktiivsetes neuronites.

Corpus amygdaloideum. Mandeltuumani jõuavad haistmis-, maitsmis-, vistseraalsed, somatosensiiblid, visuaalsed ja auditiivsed impulsid. Mandeltuuma kiud jõuavad basaalse *telencephalon*'ini, hüpotalamusse, *tegmentum mesencephali*'ni ja dorsaalse vagustuumani. Mandeltuum reguleerib emotsioone: seksuaalsust, agressiivsust, rae-
vu ja kirgi, hirmutunnet.

Pars archilimbica

On *telencephalon*'i koore osa, peamiselt *hippocampus* ajuvatsakese seinas. Valgeaine välje vatsakeste suunas kannab *fornix*'i nime. Arhilimbilist üleminekutsooni *neocortex*'isse nimetatakse *periarchicortex*'iks.

Mikroskoopiline anatoomia

Hipokampusformatsioon koosneb kolmest osast: *cornu ammonis*, *gyrus dentatus* ja *subiculum*. Ammoni sarv, *cornu ammonis*, CA, jaguneb neljaks ristiksooniks. Tsoon CA1 on *subiculum*'il; järgnevad CA 2 ja CA 3. CA 4 paikneb *gyrus dentatus*'e vāratīs. Ammoni sarvel on kolm peamist kihti:

- 1) *stratum radiatum s. lacunosum s. moleculare*,
- 2) *stratum pyramidale*,
- 3) *stratum oriens*.

Pūramiidrakud on ainukesed eferentsed rakud. Nende aksonid annavad anterograadse ja retrograadse haru. Anterograadne haru kulgeb üle *fornix*'i septiregiooni või vastas paiknevasse hipokampusesse. Retrograadne haru kulgeb *gyrus parahippocampalis*'esse.

Gyrus dentatus jaguneb samuti kolme peamisse kihti:

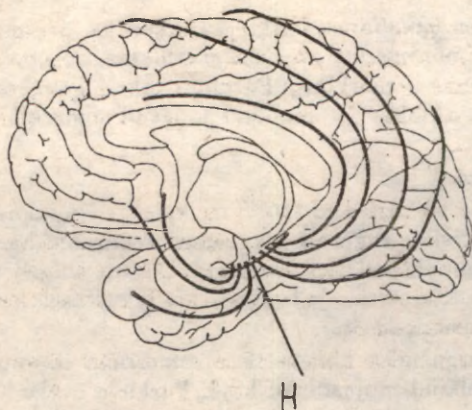
- 1) *stratum moleculare*
- 2) *stratum granulosum*
- 3) *stratum multiforme*.

Pūramiidrakkude aksonid väljuvad *subiculum*'ist kiūdudena, mis moodustavad *tr. alvearis*'e *alveus*'es. Ammoni sarve ümber suubuvad need *fornix*'isse. Edasi kulgevad kiud *fornix*'i postkommissuraalosas vaheaju *ncl. anterior thalami*'sse ja *corpora mamillaria*'tesse.

Preparaat: *hippocampus*

Funktsioonid. *Gyrus dentatus*'e sõmerrakud ja ammoni sarve pūramiidrakud on võimelised transformeerima lühikestvusega infot kestvaks mäluks. lühimālu tugineb tsirkulaarse erutuselaine levimisele, nt. Papez' tsükkel.

Kestva mālu muhul võimendatakse ülekandevõimet sūnapsides ja valgusūnteesi nārvirakkudes. Valgusūnteesi aitavad intensiivistada hipokampusformatsioonist lāhtuvad transmitterid (aktiveerivad retseptoreid).



Jn. 11.

Muutused sünapside ja seejärel info talletamine toimub koore assotsiatiivsetes regioonides, mitte hipokampuses.

Kliiniline sündromoloogia

Korsakovi sündroom (mäluhäired, mälu lüngad ning -petted) hipokampuse bilateraalsel kahjustusel.

Preparaat: *hippocampus*

Väikeaju

Arenemine. Selgroogsete fülogeneesis on väikeaju suhteline kaal (ajumassi suhe kehamassi) suurenenud. Mõnel liigil on kulgenud tasakaalu ja liigutuste koordineerimisorgani suurenemine paralleelselt eluviisi täiustumisega ja keerustumisega. Väikeaju histoloogiline ehitus ei ole selgroogsete fülogeneesis praktiliselt muutunud. Eri piirkondadel on kindel funktsioonide toopika.

Topograafia. Väikeajus on kõige üldisemalt eristatavad *lobus anterior*, *lobus posterior* ja *lobus nodulofloccularis*. Need sagarad on üksteisest eraldatud sügavate fissuridega (*fissura prima* et *fissura posterolateralis*). Väikeajusagaraid saab omakorda jagada kümneks sagarikuks (*lobuli I-X*). Sagarikud koosnevad lehtedest (*folia*).

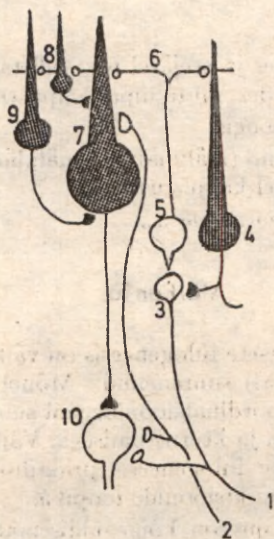
Väikeajukoore. Väikeajukoore, *cortex cerebelli*, koosneb kolmest kihist. Pindmine kiht on hall, peensõmerjas *stratum moleculare*.

Järgneb *stratum gangliosum* Purkinje rakkudega. Seesmiseks on punakaspruun jämesõmerjas *stratum granulosum*. Kooses on 5 liiki närvirakke: kaks sõmerkihis, Purkinje rakud ganglionaarkihis ja kaks molekulaarkihis. Sammalkiud lõpevad sõmerkihis, liaankiud molekulaarkihis.

Närvirakud.

1. Väikeaju sõmerrakud (10^{10}) on ka sagedamini esinevad neuronid TNS-s. Nende tugevalt hargnenud dendriidid haaravad sammalkiudude sünaptilised lõpphargused. Akson kulgeb vertikaalselt üles molekulaarkihi suunas ja hargneb siis T-kujuliselt kaheks haruks *folium*'iga samasuunaliselt.

Pärast hargnemist nimetatakse sõmerraku aksonit paralleelkiuks. Paralleelkiud mõjustavad kõiki Purkinje rakke, Golgi, korv- ja tähtrakke.



Jn. 12.

2. Golgi rakud paiknevad *stratum granulosum*'i ülakihis. Dendriidid hargnevad *stratum moleculare*'s. Aksoni lõpphargused moodustavad sõmerrakkude dendriitidel glomeerulites pärssivaid sünap-

se. Sõmerkihi aksonaalne territoorium vastab täpselt molekulaarkihi dendriitilisele.

3. Korvraku perikaarüon ja dendriidid paiknevad molekulaarkihis. Aksoni kollateraaliid haaravad korvikujuliselt Purkinje raku kehi. Nende kaudu saab Purkinje rakk pärssivaid impulsse.

4. Tähttrakkudel on korvrakkudega analoogne toime: nad avaldavad pidurdavat/pärssivat toimet Purkinje rakkudesse nende dendriitide kaudu.

5. Purkinje rakk on väikeaju eferentne neuron. Rakukeha paikneb sõmer- ja molekulaarkihivahelises ganglionaarkihis. Dendriidid hargnevad assümeetriliselt, risti *folium*'idega. See võimaldab optimaalset kontakti paralleelkiududega. Ühe Purkinje raku dendriidistik kontakteerub paljude paralleelkiududega. Moodustuvad ekstsitantsed sünapsid *en passage*. Purkinje raku dendriitidel lõpevad ka noradrenergilised ja serotoniinergilised kiud. Purkinje raku akson moodustab ainukese eferentse tee, mis väljub väikeaju koorest sasisse kiududena (*fibrae intercorticonucleares*) ja sealt väikeaju tuumadesse ja lõpuks vestibulaartuumadesse. Purkinje rakud on GABA-ergilised, pärssivad väikeaju tuumi. GABA(*gamma amine butter acid* = gamma-aminovõihape).

Väikeaju säsi

Sisaldab nelja liiki kiude: liaan- (roni-) kiud ja sammalkiud (aferentsed), kortikonukleaarsed kiud Purkinje raku aksonitena ja väikeaju eferentsed kiud. Kõik liaankiud saabuvad alumiselt oliivilt. Säsis annavad nad kaks haru: üks kollateraaliid suundub väikeaju tuumadesse, teine koorde. Sammalkiud on kõik aferentsed ja nad ei alga oliivikompleksilt. Nende kollateraaliid lõpevad koore sõmerkihis ja sellele vastavates tuumades.

Väikeaju tuumad

Väikeaju sügavuses paikneb *ncl. dentatus*, mis meenutab voldilist tubakakotti. Tema hüluse ees paikneb *ncl. emboliformis* ja sellest mediaalsuunas väike *ncl. globosus*; IV vatsakese läheduses paikneb *ncl. fastigii*.

Preparaat: *cortex cerebelli*

Funktsioon

Väikeaju saab vestibulaarseid, somatosensiibleid, optilisi, akustilisi, gustatoorseid ja olfaktoorseid impulsse perifeerisest närvisüsteemist ja motoorseid suuraju koorest. Info juhitakse koorde kahel teel: üle sammalkiudude ja paralleelkiudude süsteemi ning oliivikompleksist liaankiududesse. Esimene tee on vajalik tavaliste impulsside

juhtimiseks, teine uue õppimisel. Kui Purkinje rakk saab ühesuguse impulsi nii sammal- kui ronikiududelt, langeb paralleelkiudude sünapside läbitavus. Sünapsi läbitavus paraneb impulsi kordumisel (õppimisel). Purkinje rakkude pärssiv toime tuumadesse väheneb.

Kliiniline sündromoloogia

On olemas järgmised väikeaju sündroomid:

a) noduloflokkulaarsündroom: tasakaaluhäired ja nüstagm, puudub intentsioonitremor;

b) eessagarasündroom: kõrgenenud lihasrigiidsus, elavnenud refleksid;

c) neotserebellaarsündroom: bilateraalne hüpotoonia, lihaskataksia, asünergia. Kui lisandub ka *ncl. dentatus*'e kahjustus, järgneb intentsioonitremor.

Diencephalon

Jaotub nelja ossa: a) *epithalamus*; b) *thalamus* (*thalamus dorsalis*); c) *hypothalamus* ja d) *subthalamus* (*thalamus ventralis*).

Thalamus

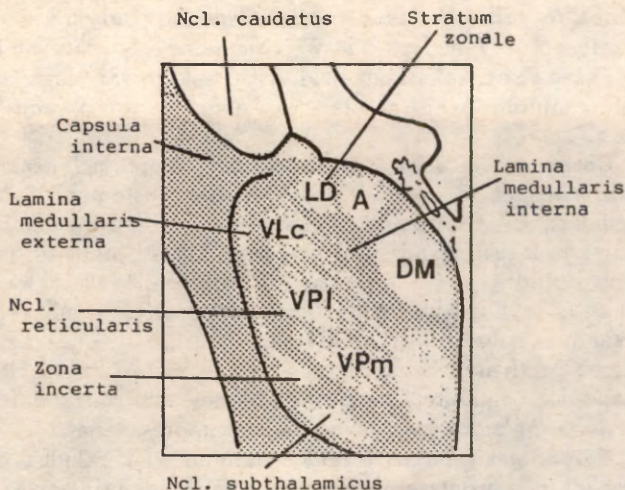
Topograafia. *Thalamus s. thalamus dorsalis* on väike, pikisuunas 3 cm ja läbilõikes 1,5 cm suurune moodustis. Üle poole mahust moodustab ventrikulaarvõlv. Basaalosas kontakteerub talamus hüpotalamuse ja subtalamusega; lateraalsele jääb *capsula interna*.

Siseehitus. Talamust ümbritsevad dorsaalselt *stratum zonale* ja lateraalselt *lamina medullaris externa*. Viimase ja *capsula interna* vahel on retikulaartuum, *ncl. reticularis thalami*. Sagitaalsuunas jagab talamuse kaheks *lamina medullaris interna*. See omakorda jaguneb oma eespooles osas kolmeks: päris ette jääb koonusjas, külgmisele kilbitaoline ja mediaalsele kerajas rakumass — tuumad.

Hallaine tuumad moodustavad mitmesuguse kuju ja suurusega grupe.

Eesmine tuumakompleks saab aferentseid impulsse *subiculum*'ilt ja *hippocampus*'elt *tr. mamillothalamicus*'e kaudu. See tuumagrupp projitseerub *gyrus cingali*'le ja *area entorhinalis*'ele. On vahejaamaks Papez' tsükliks.

Mediaalne tuumakompleks. Kiududevaene ala, mis paikneb mediaalselt, III vatsakese vastas. Kõige suurem tuum on *ncl. dorso-medialis*, mis pärast seda nimetust on kasutatud ka kogu kompleksi



Jn. 13.

tähenuduses. Saab aferentset informatsiooni mandeltuumast ja basaalganglionide limbilisest osast. Projektsioon suundub prefrontaalsesse koorde.

Lateraalne tuumakompleks. Siin leidub ventraalne, dorsaalne ja tagumine grupp. Tuumad on ehituselt sarnased dorsomedialtuumaga.

Ncl. ventralis posterior. Ncl. ventralis posterior'is lõpeb *lemniscus medialis*. Tuuma basaalne, väikseid sõmerrakke sisaldav ala võtab vastu valutundlikkust (mediaalselt pea-, lateraalselt jalgade piirkonnast). Dorsaalne, suurtest närvirakkudest koosnev ala võtab vastu tundlikkust liigestelt, nahalt, lihastelt. Süvatundlikkus projitseeritakse kooreväljadesse 3a ja 2, pinnatundlikkus välja 3b ja I.

Ncl. ventralis lateralis on eeskätt motoorne tuum. Koosneb kahest osast: *pars caudalis et oralis*. *Pars caudalis* saab erutuse kõikidelt väikeaju tuumadelt ja juhib selle edasi eeskätt motoorsesse koorde, väljale 4. *P. oralis* saab impulsid basaalganglionidelt. Talamokortikaalsed impulsid projitseeruvad premotoorsesse koorde, väljale 6, kaasa arvatud suplementaarareaal ja väljad 8, 9.

Ncl. ventralis anterior suunab impulsid prefrontaalkoorde.

Nell. laterales posteriores. Paiknevad *fornix*'i vastas. Aferentse impulsid saavad väga erinevatelt teedelt: *tr. spinothalamicus*, *lemniscus*

medialis, tr. *pallidothalamicus*, *cerebellum*. Tuumad on kaksiksidemete varal seotud väljadega 5 ja 7 (parietaalne assotsiatiivne koor).

*Pulvina*l on kaksiksidemeid vistseraalsete väljadega (*area* 18 ja 19) ning multimodaalse assotsiatiivse alaga *gyrus temporalis superior*i ümber.

Corpus geniculatum laterale sisaldab tuuma, *ncl. geniculatus lateralis*. Koosneb tr. *opticus*'e peente lõppharguste poolt 6-ks jagatud lamellidest, mis ventraalselt dorsaalsuunas kannavad numbraid 1–6. Kihid 1 ja 2 sisaldavad suuri, impulsse kiiresti juhtivaid neuroneid, mis on seotud reetina Y-ganglionirakkudega; kihi 1 kiud toovad (saavad) impulsse nasaalselt, kihi 2 kiud temporaalelt, silma reetinaosast. Dorsaalkihi neuronid on väiksemad. Kihid 4 ja 6 saavad impulsse aeglaselt juhtivatelt X-ganglionirakkudelt vastassilmast, kihid 3 ja 5 samapoolselt silmalt. Eferentsed aksonid annavad kollateraali *ncl. reticularis thalami*le ja lõpevad nägemiskoores, väljal 17.

Corpus geniculatum mediale sisaldab väikerakulist osa, *pars ventralis*'t, mis projitseerub Heschli ristikäärude primaarses kuulmisväljas (*area* AI) (tsentraalprojektsioon), ja teist osa, *pars dorsalis*'t, mis projitseerub ümbritsevas assotsiatiivses koores, väljadel A2, 52, 22 (pinnaprojektsioon).

Intralaminaarsed tuumad

Lamina medullaris interna thalami sisaldab hulga tuumi. Kiu-dude ja tuumade segunemine selles piirkonnas on tingitud sellest, et tuumad on ajutüve retikulaarformatsiooni jätkuks kraniaalsuunas. Inimesel on eriti arenenud intralaminaartuumad, *ncl. centromedius et parafascicularis* (aferentsed impulsid, vt. basaalganglionid). Mõlemad tuumad projitseeruvad suuraju koores ja striatumil (koores suurel frontoparietaal- ja temporooktsipitaalalal).

Ncl. reticularis thalami paikneb *capsula interna vrus posterior*i lähedal. Sisaldab nende kiudude kollateraale, mis suunduvad talamusest koorde, ja kollateraale, mis projitseeruvad koores tagasi talamusse.

Preparaat: *thalamus*

Funktsioonid

Talamuse ülesandeks on informatsiooni projitseerimine TNS erinevatest osadest suuraju koorde, eelnevalt infot vajalikult töödel-des. Informatsiooni ülekanne aferentselt teel eferentsle (*releasing-rakkudele*) kulgeb üle sünpaside. Tavaliselt koondavad paljud aferentsed rakud edastatava lineaarse informatsiooni polüsünaptiliselt ja kannavad üle vaid ühele eferentsle neuronile.

Häireseisundis nõrgeneb vaheneuronite ja talaamiliste retikulaarneuronite pärssiv toime ja *releasing*-rakud lähenevad depolarisatsiooniseisundile. Selles seisundis on nad võimelised aferentset infot lineaarselt (otse) üle kandma koorde (transfer-moodus). Pidurduse nõrgenemine aktiveerib ülekannet projektsioonisüsteemidesse.

Letargiline uni on vastupidine seisund: tugevneb interneuronite ja *ncl. reticularis thalami* neuronite pärssiv toime *releasing*-rakkudele, mis põhjustab viimaste hüperpolarisatsiooni. Katkeb informatsiooni ülekanne kooreväljadele (salvestusmoodus).

Kliiniline sündromoloogia. Posterolateraalsele talamussündroomile on iseloomulik tundlikkuse, eriti süvatundlikkuse nõrgenemine. Anterolateraalse talamussündroomi korral esineb ataksia, treemor. Mediaalse talamuse kahjustuse korral täheldatakse termoregulatsiooni, hingamise ja kardiovaskulaarse süsteemi häireid.

Hypothalamus

Topograafia

Hüpotalamuse dorsaalpiiriks on *thalamus (dorsalis)*. Kolmanda vatsakese külgmine sein märgistab seda kohta vaoga (*sulcus hypothalamicus*). Eesmise piiri moodustab *lamina terminalis*, tagumise *corpora mamillaria*. Lateraalossa jääb *capsula interna*. Rostraalsuunas ja *lamina terminalis*'est lateraalselt läheb hüpotalamus üle basaalseks *telencephalon*'iks, kaudaalselt järgneb keskaju tektaalosa.

Hüpotalamuse kiudude ja tuumade jaotus. Hüpotalamus jaguneb mediaalseks kiududevaeseks ja lateraalseks kiuliseks tsooniks. Sagitaalne *pars tecta columnae fornicis* lahutab mõlemat tsooni.

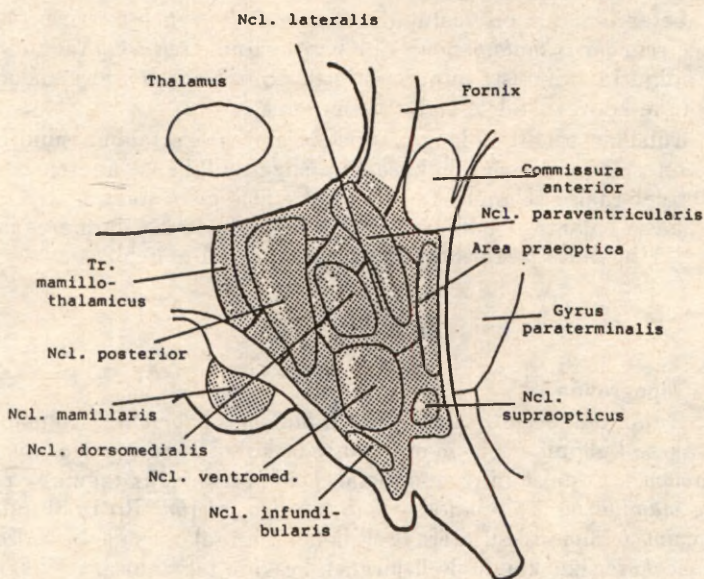
Mediaalne hüpotalamus

Area pr(a)optica sisaldab sugulise dimorfismi tuuma. Meestel on neuronid suuremad ja neid on rohkem kui naistel. Preoptiline väli sisaldab rikkalikult termo-, osmo-, angiotensiin-II- ja androgeenretseptoreid, mistõttu on seotud väga paljude funktsioonidega.

Ncl. paraventricularis on mikroskoopiliselt hästi eristatav neuronite saarekesena III vatsakese seinas, kus on rikkalikult verekapillaare. Suured neuronid sünteesivad vasopressiini ja oksütotsiini. Nende neuronite aksonid lähevad läbi *infundibulum*'i hüpofüüsi tagasagarasse. Aksoni lõpphargustes on hormoon talletatud ja vajaduse korral eritatakse see verre. Vasopressiin (adiuretiin) toimib antidiureetiliselt, mõjustab vee tagasiressorptsiooni neerutuubulites. Vasopressiin

tõstab vererõhku silelihaste kontraktsiooniga arterioolide seinas (arterioolid ahenevad).

Oksütotsiin tugevdab raseduse lõpus emakaseina kontraktsiooni, tõstab rinnanäärme müoepiteelirakkude kontraktsioonivõimet.



Jn. 14.

Ncl. supraopticus täiendab funktsionaalselt **ncl. paraventricularis**'t: vabastab hüpofüüsi tagasagaras talletatud oksütotsiini ja vasopressiini.

Ncl. suprahypophyseus paikneb *chiasma opticum*'i kohal. Siia saabuvad reetinaast direktsed W-kiud. Tuum reguleerib sellega seoses TNS ööpäevaseid ja tsirkaadseid rütme.

Ncl. infundibularis reguleerib adenohüpofüüsi talitlust. Reguleerivad hormoone sünteesivate närvirakkude aksonid kulgevad *tr. tuberoinfundibularis*'e koosseisus *eminentia mediana*'ni. Sealt satuvad hormoonid portaalsüsteemi. Reguleerivad hormoonid:

- 1) somatoliberiin (vabastab kasvuhormooni),
- 2) somatostatiin (pärsib kasvuhormooni vabastamist),
- 3) prolaktostatiin (pärsib prolaktiini vabastamist),

- 4) türeoliberiin (vabastab türeotropiini),
- 5) folliberiin (vabastab folliikulid FSH stimuleerimiseks),
- 6) luliberiin (vabastab luteiniseeriva hormooni, LH, ICSH),
- 7) kortikoliberiin (vabastab AKTH).

Ncl. dorsomedialis on tähtis toitumiskeskus (põhjustab nälgjatunnet). *Ncl. ventromedialis* on maniaalsete kirgede keskus (õgimiskirg, hüperfaagia). Naabertuum, *ncl. hypothalamicus lateralis*, sisaldab vastupidise toimega neuroneid. *Ncl. mamillaris* täidab *corpus mamillare*'t. Siin lõpeb *fornix* koos *subiculum*'ist lähtuvate kiududega. Eferentsed kiud, mis siit väljuvad, moodustavad kaks kimpu. Esimene on *tractus mamillothalamicus*, mis jõuab talamuse eesmise tuumade kompleksini. Teine on *tr. mamillotegmentalis*, mis jõuab dorsaalsete ja ventraalsete tegmentaaltuumadeni. Nende kimpude kaudu mõjustab arhilimbiline süsteem talamust ja keskaju.

Ncl. posterior hypothalami mõjustab termoregulatsiooni. Vastandina preoptilisele regioonile ta säilitab ja tõstab kehatemperatuuri: ahendab nahaveresooni ja takistab soojuslevi naha kaudu.

Lateraalne hüpotalamus. Kiud seovad aju pikiteljel asuvaid struktuure: frontaalsagaraid, basaalsed otsaju, hüpotalamust, ajutüve ja seljaaju. Kiudude vahel on veel *ncl. lateralis hypothalami*.

Basaalganglionid

Terminoloogia

Basaal- e. tüveganglionide all mõistetakse suuraju, vaheaju ja keskaju basaaltuumi. (Nende tuumade topograafiline anatoomia: A. Lepp, E. Kogerman-Lepp. Tsentraalnärvisüsteem I. Tartu, 1988.)

Histoloogia

Striatum

Ncl. caudatus, putamen ja *ncl. accumbens* koosnevad neuronitest, millest enamusel (90 %) moodustuvad ogajate hargustega tornjad neuriidid — projektsioonikiud. Klassikaline värvimine Nissli järgi ja hõbetamine annavad ühesuguse pildi. Striaatumis on vähe ensüüm atsetüülkoliinesteraasi.

Aferentsed projektsioonid

Neocortex'i assotsiatiivne koor projitseerub *ncl. caudatus*'el, sensorimotoorne koor putaamenil. Mandeltuum ja hipokampus suunavad aksonid *ncl. accumbens*'i ja putaameni ventraalossa. Projektsioonidel on kindel topograafia. Striaatum saab aferentsed impulsid *substantia nigra*'st. *Pars compacta* dofamiinergilised kiud on eriti hästi

välja kujunenud. Striaatum saab aferentseid impulsse ka talamuse tsentromediaal- ja parafastsikulaartuumalt.

Eferentsed projektsioonid. Striaatumi projektsioonineuronite aksonid jõuavad nii pallidumi välimise kui ka sisemise segmendini, samuti *substantia nigra*'ni. Transmitter on GABA. Rakud, mis pallidumi välimises segmendis projitseeruvad, sisaldavad entsefaliini, substants-P ja tahhükiniini. Striaatum on basaalganglionide lähtejaam. Aksonid jäävad basaalganglioni kompleksi.

Pallidum

Pallidumi sisemine ja välimine segment sisaldab suuri neuroneid. Transmitter on jällegi GABA. Välissegmendi neuronid projitseeruvad *ncl. subthalamicus*'es, sisemised neuronid aga ventraalselt keskaju *ncl. pedunculopontinus*'es, nn. motoorses tsentrumis ja *colliculus superior*'il.

Ncl. subthalamicus

Ka siin on limbilised assotsiatiivsed ja sensomotoorsed alad üksteisest lahutatud. Neuronid projitseeruvad pallidumi välimisele ja sisemisele segmendile. Transmitter on glutamaat, projektsioonid toimivad ekstsitatoorselt.

Substantia nigra

Tema *pars compacta* saab impulsse *ncl. caudatus*'elt ja putaamenilt, *pars reticularis* striaatumi maatriksilt. *Pars compacta* dofamiinergilised impulsid suunduvad *ncl. caudatus*'esse ja putaameni. *Pars reticularis* sisaldab GABA-ergilisi neurone, mille aksonid suunduvad pallidumi siseselementi, talamustuuma ja *colliculus superior*'isse.

Talaamilised tuumad basaalganglionide koosseisus. Nendeks on ventraalsed ja intralaminaarsed tuumad talamuse keskel. Ventraaltuumade eferentsed impulsid projitseeritakse frontaalsagara motoorsesse, premotoorsesse ja prefrontaalsesse alasse. *Ncl. centromedianus* ja *ncl. parafascicularis* projitseeruvad striaatumisse. Talamuse ventraalsed intralaminaarsed tuumad erituvad transmitterit glutamaati.

Basaalganglionide funktsioon

Suuraju koore kõikidest osadest jõuavad neuronite jätked striaatumisse.

Direktne tee: striaatumil on puhkeseisundis nõrk, pallidumil aga tugev spontaanne aktiivsus. Pallidum kannab talamusele üle GABA-pärssiva toime. Seepärast ongi talamuse spontaanne aktiivsus puhkeseisundis suhteliselt väike. Impulss kulgeb mööda sellist teed: striatum — sisemine pallidum — talamus — koor. On neli sünapsi: glutamaat (+) — GABA (-) — GABA (-) glutamaat (+). Järgneb positiivne tagasiside.

Indirektne tee: kulgeb üle kahe sünapsi, tal on negatiivne tagasiside; pallidumi pärssimine võtab maha *ncl. subthalamicus*'e pidurdusseisundi. See viimane mõjutab seejärel pallidumi ja võimaldab talamuse pärssimist. Indirektse tee korral on mõistatuseks lateraalne pärssimine. Nagu öeldud, lõpevad dopamiinergilised kiud striatumis. Dopamiin/dofamiin (*dioxyphenyl-alanine* = dioksüfenüülalaniin) toimib pärssivalt indirektsel teel üle GABA-enkefaliini-ahela (*enkephalon* -- kr. k. aju, latiniseeritult *encephalon*) ja stimuleerivalt direktselt üle GABA/substants-P-ahela. Dofamiin toimib seejärel lõplikult pärssivalt talamuse. Dofamiinivaegus pärsib tugevalt talamuse tegevust.

Kliiniline sündromoloogia

Basaalganglionide piirkonna häired põhjustavad liikumishäireid (düsksinees). Tuntud on Parkinsoni sündroom ja *chorea major* (Huntington).

M. Parkinsoni:

- 1) hüpö- või akinees (= liikumishäire),
- 2) rigiidsus (= elavnenud lihastoonus, -pinged),
- 3) treemor (= värisemine rahuolekus).

Parkinsonism on eelkõige dopamiin(dofamiin)-ergilise süsteemi väljalangemise resultaadiks.

Chorea major

Haigestumine, millele on iseloomulik hüperkineetiline sündroom. Esinevad tahte allumatud jäsemete liigutused (korea, tants-tõbi). Tegemist on GABA/entsefaliini-neuronite väljalangemisega. Eriti on häiritud indirektne tee. Tulemuseks on ekstreemne *ncl. subthalamicus*'e pärssimine. Talamus ei ole pidurdatud ja ta saadab pidevalt impulsse suuraju koorde. Hilisstaadiumis langevad talitlusest välja P-rakud, mis viib rigiidse akineetilise sündroomini.

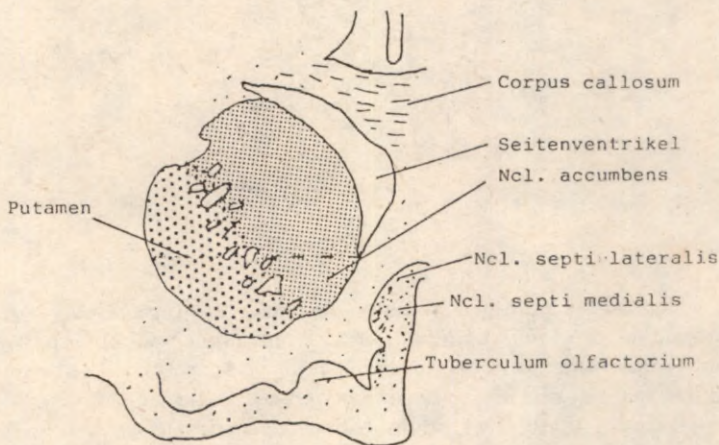
Basaalne telencephalon

Ala vahe- ja suuraju vahel. Varem on sellele arenguliselt ürgsemale *telencephalon*'i osale pööratud vähe tähelepanu (*substantia innominata*), kuna klassikalisel värvimisel ei erine tema tsütoarhitektoonika ülejäänud ajusubstantsist. Siiski saab tänapäevaste immunohistoloogiliste ja retseptoranatoomiliste meetoditega eristada selles piirkonnas mitut organismi talitlusele olulist tünna.

Topograafia

Lamina terminalis on paaritu *telencephalon*'i eesmine piir. Esineb õhukese lamellina *commissura anterior*'i eesosast kuni *chiasma*

opticum'i eesmise osani. Paaritu basaalne *telencephalon impar* on väike ja traditsiooniliselt arvatud *area pr(a)optica*'na hüpotalamuse hulka. Suurem osa basaalsest *telencephalon*'ist on paariline, paikneb hüpotalamuse ees- ja tagaosas (Jn. 17). *Gyrus paraterminalis*'e ees paiknev *area subcallosa* kuulub *archicortex*'ile. Ventrikuli poolt vaadates on basaalne *telencephalon ncl. caudatus*'est ja läätstuumast mediaalsemal ja tagapool.

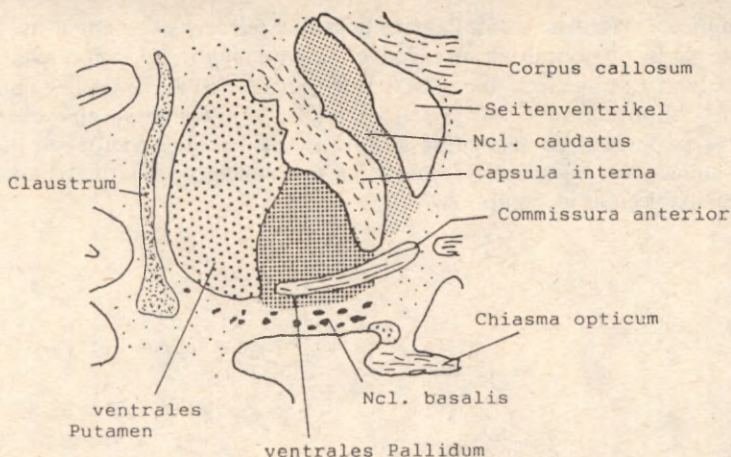


Jn. 16.

Seesmiselt jagab *commissura anterior* regiooni kaheks — prekommissuraalseks ja postkommissuraalseks.

Ncl. basalis (Meynert) paikneb *commissura anterior*'i ja läätstuumal all. Rakud on suured. Inimesel on see tuum eriti hästi arenenud. Ta on eesaju basaalse koliinergilise süsteemi lähtetuumaks. Saab aferentse innervatsiooni ümbritsevatelt subkortikaalsetelt tuumadelt ja projitseerib selle *neocortex*'isse.

Ncl. accumbens. Külgvatsakese piirkonnas läheb *caput nuclei caudati* üle *ncl. accumbens septi*'ks. Aferentse innervatsiooni saab frontaalselt ja temporaalselt suurajult ja intralaminaarsetelt talamustuumadelt. Dopamiinergiline projektsioon tuleb *area tegmentalis ventralis Tsai*'lt (A10) üle *tr. mesolimbicus*'e. Eferentsed impulsid suunduvad eelkõige *globus pallidus*'e *pars ventralis*'esse.



Jn. 17.

Ventraalne putamen ja ventraalne pallidum on suhteliselt väike putaameni ja *globus pallidum*'i osa. Ventraalne pallidum saab aferentse innervatsiooni *ncl. accumbens*'ilt ja ventraalselt putamenilt; juhib edasi impulsi üle *ncl. medialis dorsalis thalami gyrus cinguli*sse; projektsioon tekib keskaju motoorses tsentris. Basaalganglionide nn. limbilise osa moodustavad *ncl. accumbens*, ventraalne putamen, ventraalne pallidum ja *ncl. tegmentalis ventralis Tsai*.

Preparaat: basaalne *telencephalon*

Funktsioon

Basaalne *telencephalon* paikneb strateegiliselt tähtsal kohal neuraltelje eesmises tipus. Siit saavad kõik kooreosad (*neo-archi*, *paleo-cortex*) oma koliinergilise regulatsiooni. Koliinergilised projektsioonid hipokampusele ja *neocortex*'ile on olulised mälu jaoks. Basaalse *telencephalon*'i elektrostimulatsioonil tugevneb sugutung, tekib agressiivsus või ka jälitusmaania. Neile kaasuvad genitaaltrakti, naha, kardiovaskulaarse ja seedesüsteemi vegetatiivsed häired.

Kliiniline sündromoloogia

Ncl. basalis Meynerti seost koorega kinnitab Alzheimeri haigus, mis väljendub mälukaotuses, aja- ja ruumitaju kadumises, kõnehäi-

retes, tahtele allumatutes liigutustes. Neil patsientidel täheldatakse difuusset aju atroofiat, eriti temporaal- ja frontaal-sagarates. *Ncl. basalis Meynerti's* hävivad intensiivselt neuronid, koore koliinergiline innervatsioon on langenud.

Skisofreenia kui dopamiiniainevahetuse häire (hüpotees). Skisofreenia puhul täheldatakse *tr. mesolimbicus'e* ja *tr. mesocorticalis'e* lähteala (*area tegmentalis ventralis Tsai* (A10)) hüperaktiivsust ja dopamiini akumulatsiooni basaalses *telencephalon'is*, *ncl. accumbens'il* ja *tuberculum olfactorium'il*. Skisofreenia ravil kasutatakse seepärast dopamiini antagonistide. Skisofreenia patogenees ei ole siiski täielikult selge.

Ajutüvi

Keskaju

Väliselt torkab silma dorsaalne *tectum* (katus), mis koosneb *colliculi superiores'test* ja *inferiores'test*; kokku — *lamina quadrigemina*. Trohleaarnärv (*n. trochlearis*), IV kraniaalnärv, väljub ajutüvest ainsa dorsaalse kraniaalina. Ta põimub ajutüve ümber ja kulgeb seejärel *cisterna ambiens'ise* kaudu ettepoole. Keskaju ventraalkülgedel kontureeruvad *crura cerebri*. Keskele jääb *fossa intercruralis*, mille põhja moodustab *subst. perforata posterior*. *Fossa intercruralis'est* väljub III kraniaalnärv (*n. oculomotorius*).

Sild

Ajutüve ettevõlvuv osa, mis moodustub destsendeeruvate *crura cerebri* kiudude vahel paiknevatest rakugruppidest (sillatuumadest) ja ristikiududest (*tr. pontocerebellaris*). Dorsaalselt piirneb IV vatsakesega. IV vatsakese basaalosa nimetatakse rombauguks, mis kaudaalosas laieneb, on kõige laiem silla ja *medulla oblongata* vahel. *Pedunculus cerebellaris'te* kohalt väljub V kraniaalnärv, *n. trigeminus*.

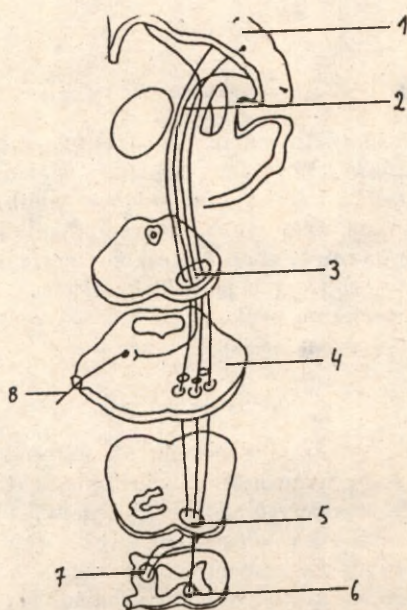
Piklikaju

On ca 3 cm pikkune moodustis, seljaaju anatoomiliste struktuuride (vaod, närvijuured ja -väädid) vahetu jätk (vt. eespool: *med. spinalis*). On kraniaalosas laiem kui kaudaalselt, üleminekul seljaajuks. Alumises osas läheb IV vatsake laialt üle tsentraalkanaliks. Püramiidide ja oliivide vahelt väljuvad VII kraniaali, *n. hypoglossus'e* kiud. Väikeaju silla nurgas, selle kaudaaljätkus (*sulcus lateralis*

dorsalis) paiknevad *n. glossopharyngeus*'e, *vagus*'e ja *accessorius*'e juured, *N. abducens* väljub ajutüvest püramiidi ülaseras. Sellest lateraalsuunas *medulla oblongata* ja silla piiril väljub *n. facialis n. intermedius*'egä. Dorsolateraalset paistavad rombaugu seinas veel *tuberculum nuclei cuneati* ja *tuberculum nuclei gracilis*.

Ajutüve suured juhteteed

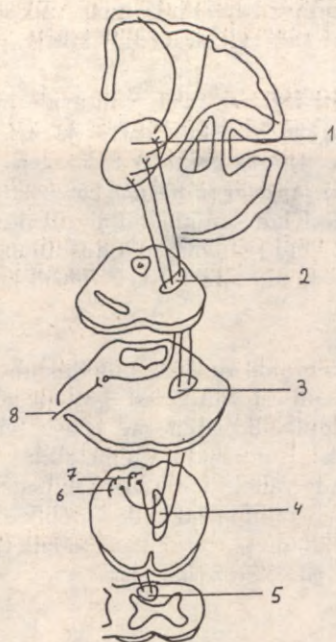
Püramiidtrakt (*tr. pyramidalis*) jaguneb ajutüves kaheks: *tr. corticobulbaris* ja *tr. corticospinalis*. Liud vastavad frontaalses ja parietaalses koores väljadele 6, 4, 3, 1, 2. Juhteteed: vt. anatoomia kat. eestikeelsest õppekirjandusest.



Jn. 18.

Lemniscus medialis. Mediaalne lemnisk on seljaaju sensiibli, epikriitilise tagaväädi jätk.

Tagumine väärt lõpeb *ncl. gracilis*'el ja *ncl. cuneatus*'el. *Lemniscus medialis* lõpeb talamuse lamellidel. *Ncl. ventralis posterior medialis*'el lõpevad pea tundlikkuse kiud; *ncl. ventralis posterior lateralis*'el kere ja jäsemete analoogsed kiud.



Jn. 19.

Lemniscus spinalis, fasciculus anterolateralis. Seljaaju eesosas paiknevad järgmised astsendeervad kiudude kimbud: *tr. spinothalamicus*, *tr. spinoreticularis*, *tr. spinotectalis*. Nad kannavad rõhu-, valu-, temperatuuri- protopaatilist tundlikkust. Ajutüve ülemises osas lähevad kiud *lemniscus medialis*esse.

Fasciculus longitudinalis medialis. Kiudude kimp, mis esineb kõikidel seljaaju ristlõigetel. Kiire juhtivusega tugevasti müeliniseerunud kiud, võrreldes ümbritseva *formatio reticularis*'e kiududega. Paikneb tsentraalse hallaine ja *formatio reticularis*'e piiril. Kimp sisaldab astsendeervaid ja destsendeervaid kiude, mis seovad III, IV, VI kraniaali tuumi tasakaalusüsteemiga (*nuclei vestibulares*).

Pedunculi cerebelli. Ülemine ja alumine *pedunculus* liituvad mediaalselt. Nendega liitub fülogeneetiliselt hilisem moodustis *ped. cerebellaris medius*. Viimane sisaldab basaalsilla transversaalkiude (*fibrae transversae*). Need väljuvad silla tuumadest ja on ülekaalukalt

ristuvad kiud; suunduvad lateraalsuunas väikeaju hemisfääridesse. Nad on primaatidel tugevalt arenenud kortikopontotserebellaartee osa.

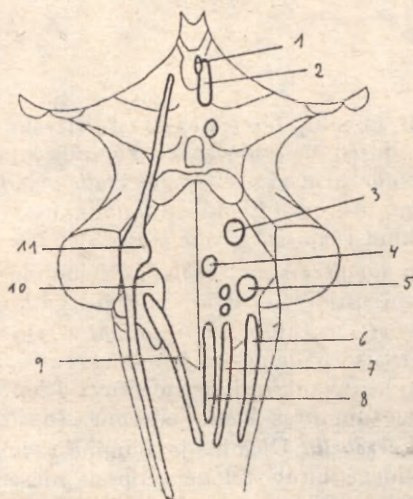
Ped. cerebellaris inferior tuleb nähtavale piklikaju külgsesinas. Ta moodustub *ncl. cuneatus lateralis*'est ja *ncl. olivaris inferior*'ist väljuvatest kiududest (*fibrae arcuatae externae*).

Ped. cerebellaris superior (brachium conjunctivum) moodustab IV vatsakese külgsesina. Kiud suunduvad ajutüvve. Rombaju kitsusest veidi mediaalsematl kiud ristuvad, moodustub *decussatio brachiorum conjunctivorum*. Osa kiude läbivad *ncl. ruber*'i ja jõuavad *fasciculus thalamicus*'eni.

Ajutüve hallaine

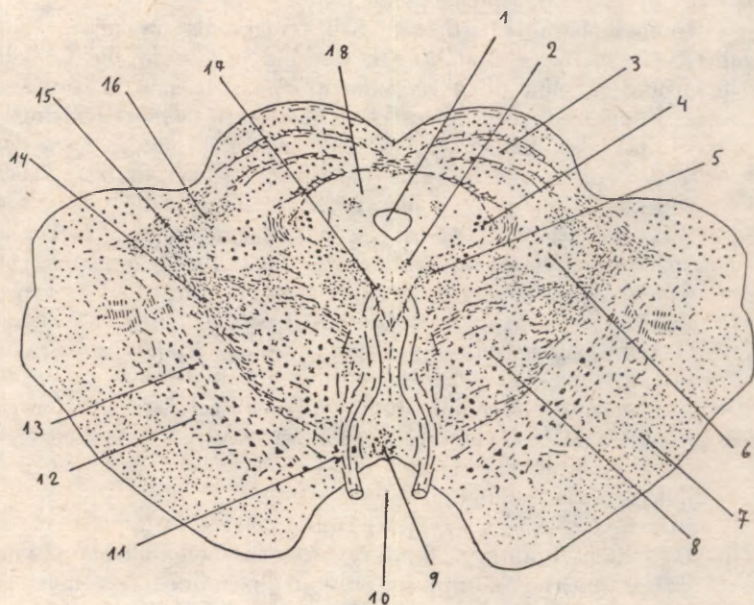
Arenemine. Neuraaltoru sein moodustub tugevalt arenenud külgsplaatidest, dorsaalsest õhukesest katteplaadist ja ventraalsest põhjaplaadist. Külgsplaadid arenevad edasi, teised praktiliselt redutseeruvad; külgsplaadi dorsaalosa nimetatakse alaar-, ventraalosa basaalplaadiks. Nende vahele jääb piirivagu (*sulcus limitans*). Külgsplaat diferentseerub ependüümirakkude tsooniks, tuuma- e. mantlitsooniks (peamiselt hallaine) ja marginaaltsooniks (seljaaju valgeaine).

Preparaat: *mesencephalon*



Keskaju ristlõige

Keskel *aquaeductus mesencephali* ümber paikneb tsentraalne hallaine. Seda käsitletakse koos *tegmentum mesencephalon*'iga *tectum*'i ja *crura cerebri* vahel. Tsentraalse hallaine ventraalosas paiknevad tegmentaaltuumad, lateraalses *ncl. mesencephalicus n. trigemini* suured pseudounipolaarsed ganglionirakud. Ventraalpiiril paikneb *ncl. originis n. oculomotorius* (III kraniaali tuum), mille kiud kulgevad *ncl. ruber*'isse ja närv ise tuleb nähtavale *fossa intercruralis*'es.



Jn. 21.

Fasciculus longitudinalis medialis'e neuronid moodustavad *ncl. interstitialis*'e *Ncl. Westphal-Edingeri* paikneb dorsomediaalselt *ncl.*

originis n. III tsentraalses hallaines. Tegmentaalregiooni keskel paikneb *ncl. ruber*. Temast mediaalsuunas on serotoniinergiline Raphe tuum, ventraalsuunas paaritu *ncl. intercruralis*, millega külgneb *ncl. tegmentalis ventralis Tsai* (rakud osalevad melaniini ainevahetuses). *Substantia nigra* oma melaniinirikka *pars compacta*'ga ja võrkja osa *pars reticulata*'ga on kõikides keskaju ristlõigetes hästi eristatav. *P. reticularis* paikneb *p. compacta* ja *crura cerebri* kiudude vahel. Tegmentaalregiooni lateraalpiiril asub *lemniscus spinalis* tiheda kiudude kimbuna. Kuulmistee, *lemniscus lateralis* suundub *colliculus inferior*'isse. *Lemniscus medialis*'e, *ncl. ruber*'i ja tsentraalse hallaine vahel paikneb motoorne piirkond, *ncl. pedunculoposterius*.

Preparaat: *isthmus pontis*

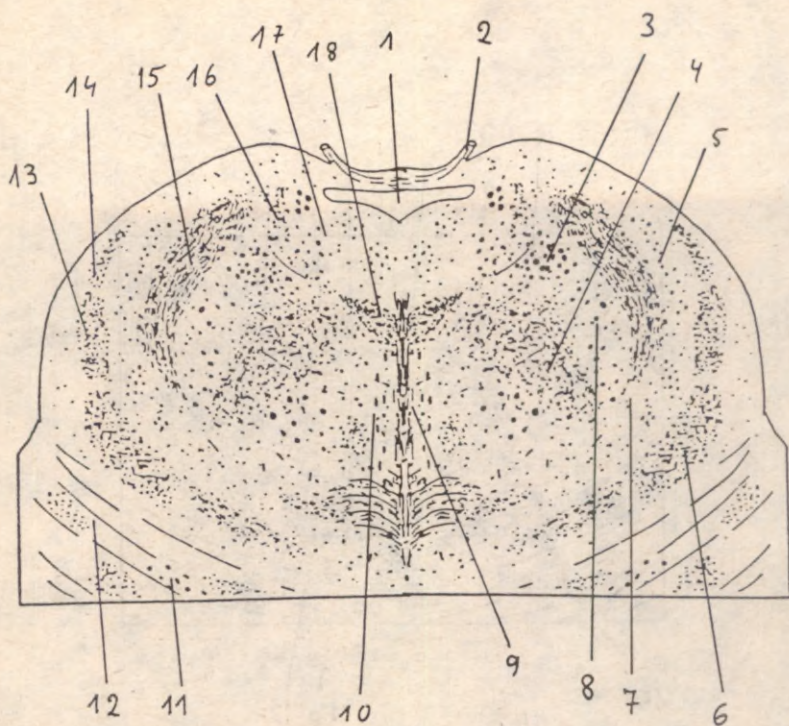
Rombaju istmuse ristlõige. Selles regioonis (keskaju ja silla vahel) on eriti selgesti nähtav basaalsilla ja dorsaalsilla e. silla tegmentumi vaheline piir. *Aquaeductus cerebri* laieneb IV ajuvatsakeseks. *Velum medullare superius* katab väikeaju *lingula*'t Külgmiselt piirab tsentraalset hallainet pigmenteerunud neuronitega *locus coeruleus*. See on noradrenergilise süsteemi peamisi tuumi. Sellest lähtuvad kiud moodustavad *fasc. longitudinalis medialis*'e, tsentraalse *ncl. ruber*'isse ja *ncl. olivaris*'esse viiva tegmentaalte. *Lemniscus medialis, spinalis* ja *lateralis* paiknevad sagitaalselt. *Brachium conjunctivum*'ist (*s. ped. cerebellaris superior*'ist) külguisemalt asetsevad *ncl. parabrachialis medialis et lateralis*, basaalsemalt *ncl. Kölliker-Fuse*. Tegemist on vistseraaltuumaga, milles *ncl. Kölliker-Fuse* rakud on juhtivad respiratoorsed lühineuronid. Raphe tuumas on serotoniinergilised neuronid. Kiud suunduvad *crura cerebri*'st neuronitele, mis moodustavad *ncl. pontis*'e. Siin lõpevad kortikopontaalsed kiud.

Preparaat: *pons*

Silla keskosa ristlõige

Pars dorsalis'e, *pars basilaris*'e ja *ped. cerebellaris medius*'e eristamine on suhteliselt lihtne. *Corpus trapezoideum*'i lateraalosas paikneb *ncl. olivaris superior* (kuulmistee osa). Külgedel on rakustikust kujunenud *ncl. motorius et principalis n. trigemini*. Vestibulaartuumad paiknevad kõikides ristlõigetes, *n. facialis*'e ja *abducens*'i tuumad vaid osas lõigetes. Vastavad juurekiud aitavad neid tuumi leida.

Preparaat: *medulla oblongata*

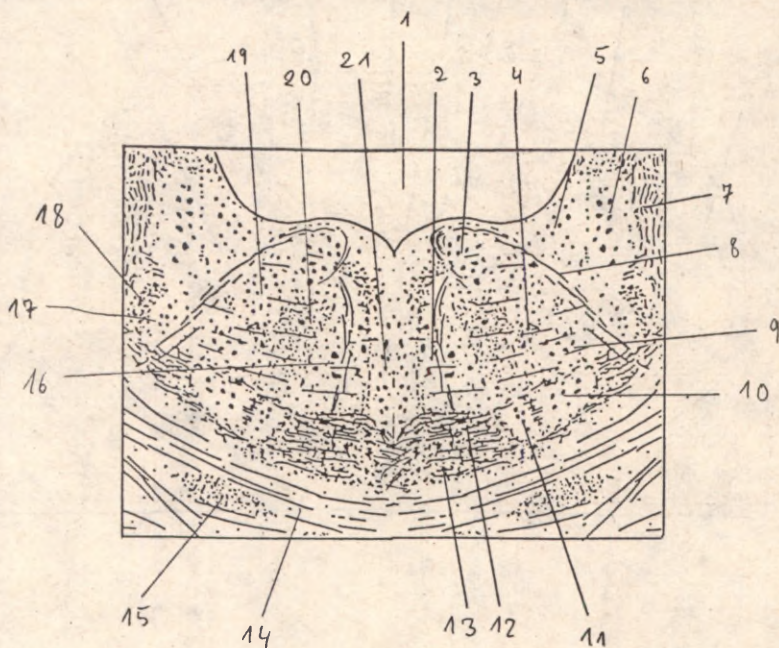


Jn. 22.

Piklikaju ülemise osa ristlõige

Struktuurideks on rombauk, püramiidid, alumise oliivtuuma ülemine osa, *pedunculus cerebellaris internus*. Rombaugu-laiendis tabab lõige *n. vestibulocochlearis*'e lõpptuumi, mis ümbritsevad alumisi väikeajuajalakesi. Retikulaarformatsiooni keskmises osas, *ncl. olivaris*'est dorsaalsuunas moodustub närvikiudude sees suurtest multipolaarsetest neuronitest tuum, *ncl. reticularis gigantocellularis*. *Ncl. spinalis* on eristatav oma lateraalse paigutusega ja *tr. spinalis n. trigemini* järgi, mis katab teda küljelt.

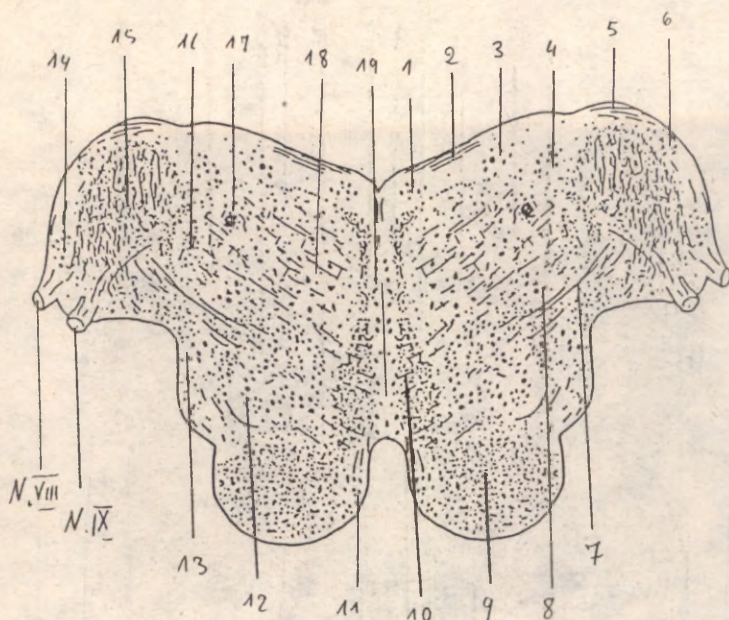
Piklikaju keskmise osa ristlõige. Lõige haarab püramiide, oliive, väikeajuajalakesi ja IV vatsakest korioindpõimikuga (*plexus chroideus*ega). Lõikes on *tr. solitarius*, *tr. spinalis n. trigemini*, *fasc.*



Jn. 23.

longitudinalis medialis ja *lemniscus medialis*. *Sulcus limitans* jaotab rombaugualuse hallaine mediaal- ja lateraaltsooniks. Mediaaltsoonis paikneb somatomotoorne *ncl. originis n. XII* ja *ncl. dorsalis n. vagi*, lateraaltsoonis *ncl. solitarius* ja vestibulaartuum. *Ncl. ambiguus* koosneb multipolaarsetest neuronitest. On suures osas liitunud naabertuumade ja retikulaarformatsiooniga ja seetõttu vaid vähestel lõigetel demonstreeritav.

Piklikaju lõigetes on näha olulisemad rütmilise vegetatiivse talitluse keskused: *ncl. solitarius* ja *ncl. dorsalis n. vagi*. Piklikaju välispinnal, oliividest lateraalsuunas, on kemosenstiibel (liikvori H^+ -ioonide suhtes tundlik) refleksioon. Siin reguleeritakse südameveresoontkonna, hingamisorganite ja seedetrakti talitlust.



Jn. 24.

Seljaaju

Arenemine

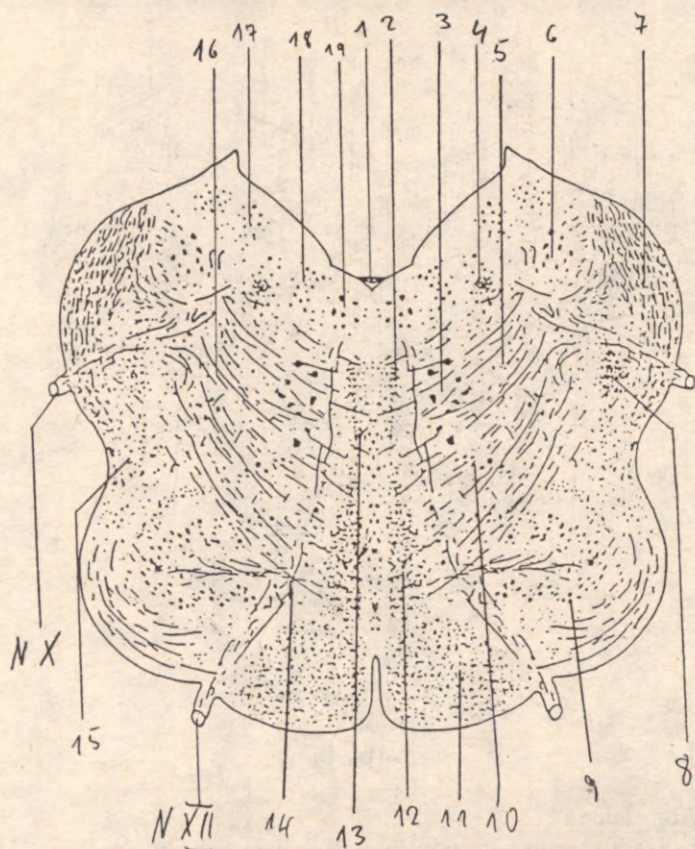
Seljaaju areneb neuuraaltorst. Peale neuuraaltoru sulgumist jääb temast väljapoole neuroepiteliaalne plaat — neuuraal(ganglioni)liist. Tema rakud rändavad neuuraaltoru külgpindadele ja moodustavad primaarsed spinaalganglionid. Ganglionirakud moodustavad vaid kaks jätket (bipolaarsed neuronid): üks suundub perifeeria, teine tsentrumi suunas, seljaaju dorsaalpiirkonda. Spinaalganglioni moodustavast neuroepiteelist arenevad ka mantel- ja Schwanni rakud.

Neuraalliistust areneb ka vegetatiivne närvisüsteem ja osa endokriinsüsteemist.

Mikroskoopiline anatoomia

Spinaalganglion

Rakuliikideks on ganglioni- ja mantelrakud, mis on närvikiudu-

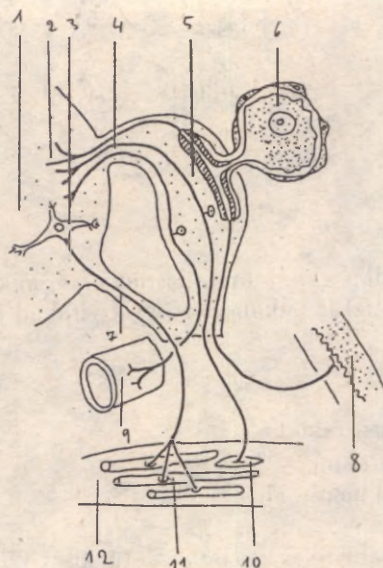


Jn. 25.

dega läbi põimunud. Kiude ümbritseb kohev sidekoeline endoneurium. Neuroni perikaarüon on ümarjas, sisaldab suurtele närvirakkudele iseloomulikku suurt põisjast tuuma hsti nähtava tuumakesega. Perikaarüoni läbimõõt on 30–100 μm . Dendriidi lõpphargus on retseptor. Närvimpulsid lülituvad dendriidilt vahetult üle neuriidile, jättes kõrvale perikaarüoni. Perikaarüon on neuroni ainevahetuse tsentrum, sisaldab mitmesuguseid neuropeptide: P-substants, somatostatiin, tahhükiniin, vasoaktiivne intestinaalne polüpeptiid (VIP). Väikeste neuronite müeliinitud kiud (C-kiud) sisaldavad P-substanti

ja somatostatiini. VIP leidub vaid lumbosakraalsetes ganglionides (vaagnapiirkonna aferentne innervatsioon).

Preparaat: spinaalganglion



Jn. 26.

Tagumine juur

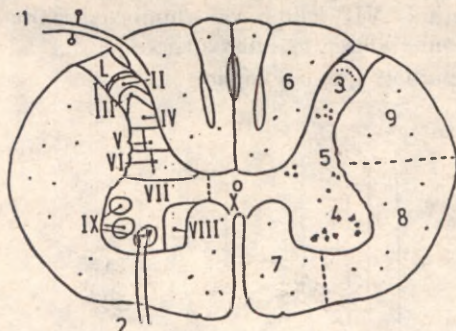
Moodustub spinaalganglioni närvirakkude tsentraalsetest jätkest, neuriitidest, mis suunavad TNS-i notsitseptoorset, termoretseptoorset ja mehhanoretseptoorset ärritust. Sensiiblid impulsid saavad nahalt (pinnatundlikkus), sügavamatest kehaosadest (süvatundlikkus) või siseorganitest (vistseraalne tundlikkus).

Eesmine juur

Moodustub somaatiliste ja vistseraalsete motoneuronite neuriitidest.

Värskel ristlõikel saab eristada:

- 1) tsentraalset hallainet (*subst. grisea*),
- 2) perifeerset valgeainet (*subst. alba*)



Jn. 27.

Hallaine sisaldab gliiast ümbritsetud närvirakke närvikiudude (dendriitide, aksonite) ja sünapsidega. Närvirakud jagunevad viide rühma:

- 1) juurerakud,
- 2) väädirakud,
- 3) assotsiatiivsed rakud,
- 4) komissuraalrakud,
- 5) vahe-(inter-) neuronid.

Laminatsioon

Hallaine frontaallõikes eristatakse 10 kihti (*L. I-X*) *L. I-VI* jagavad tagasarve tsoonideks:

L. I vastab spongioostsoonile (*zona spongiosa*). Waldeyer'i marginaalrakkudega. See on tagaserva kõige kaugem tagumine osa.

L. II on *subst. gelatinosa* välistsoon. See makroskoopiliselt klaasjas mass ei sisalda makroneuroneid. Koosneb põhiaines raiaalselt paiknevatest närvikiududest ja sünapsidest.

L. III on *subst. gelatinosa* sisetsoon, on raurikkam, sisaldab väikseid lülineuroneid.

L. IV on *subst. gelatinosa* värat. Sisaldab nii väikseid kui ka suuri närvirakke.

L. V on kitsas ala tagasarve kaela piirkonnas. Lateraalosas paiknevad suured Nissli substantsirikkad ja mediaalosas Nissli substant-sivaesed väädirakud.

L. VI moodustab tagasarve põhiosa. Sisaldab mitmesuguseid tuumarühmi, millest selgemini on eristatav *ncl. dorsalis* (Clarke). Osade autorite arvates kuulub nimetatud tuum *L. VII*-sse.

L. VII on eessarve vahetsoon, *zona intermedia*, milles asuvad motoneuronite saarekesed.

L. VIII on eessarve mediaalne osa. Sisaldab seljalihaskonna motoneuroneid ja *ncl. commissuralis*'t. Tsütoarhitektoonikat mõjustavad jämedad motoneuronite kiud.

L. IX on multipolaarseid somaatilisi motoneuroneid sisaldav kiht.

L. X on tsentraalkanalit ümbritsev ala.

Mõned tuumad on hallaines eriti hästi eristatavad. *Ncl. proprius* sisaldab tagasarve väädirakke. Clarke'i tuum paikneb tagasarve alguses mediaalselt ja sisaldab samuti väädirakke. Ta esineb vaid torakaalsegmentides. *Substantia intermedia lateralis* sisaldab keskmise suurusega vegetatiivseid preganglionaarset juurerakke, vastav tuum kannab nimetust *ncl. intermediolateralis*. *Ncl. intermediomedialis* paikneb *L. VII* ja *L. X* piiril, lumbosakraalosas. Kaelapiirkonnas paikneb samal kohal ristlõikes *ncl. cervicalis centralis*, mis projitseerub väikeajju.

Valge substants jaguneb eesmistele ja tagumistele juurte vahel kolme vääti (*funiculi*):

- 1) *funiculus posterior*,
- 2) *funiculus lateralis*,
- 3) *funiculus anterior*.

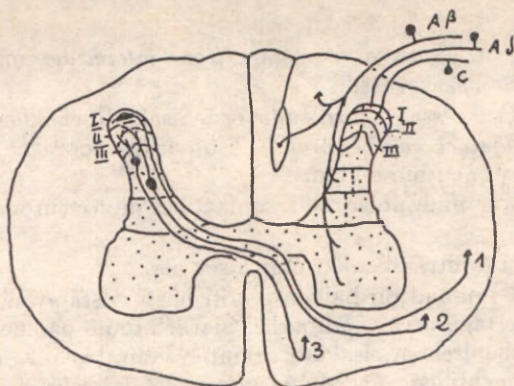
Hall- ja valgeaine piiril paiknevad seljaaju pärisjuhteteed (*fasciculi proprii*).

Preparaadid: *medulla spinalis thoracalis*
medulla spinalis lumbalis
medulla spinalis cervicalis

Funktsionaalne morfoloogia

Hallaine on seotud kolme talitlusviisiga. *Subst. gelatinosa* on tundlikkusfiltriks (lüüsiks). Müeliinitud aferentsed kiud paiknevad dorsaalselt, müeliinikiud ventraalselt. *L. IV, V, VI* kihi väädirakkude pikad dendriidid, mis tungivad ventraalselt *subst. gelatinosa*'sse, koguvad impulsse, mis juhitakse kohe edasi (mööduka ärrituse korral mehaaniline ja temperatuuritundlikkus, tugeva ärrituse korral valutundlikkus). Modaalus sõltub impulsside arvust.

Eessarve motoorne rakugrupp on seotud kindla lihasega; ta saab konvergeeruva impulsi mitmelt segmendilt. Hallaine on somatotoopiliselt kindlalt jaotatud. Eessarve mediaalosas on kereinuskulatuuri, lateraalsemal öla- ja vaagnavööd ning lõpuks veelgi lateraalsemal sõrme- ja varbalihaseid innerveerivad rakud. Seejuures innerveerivad painutajalihaseid seespoolsed, sirutajaid väljaspoolsed rakud.

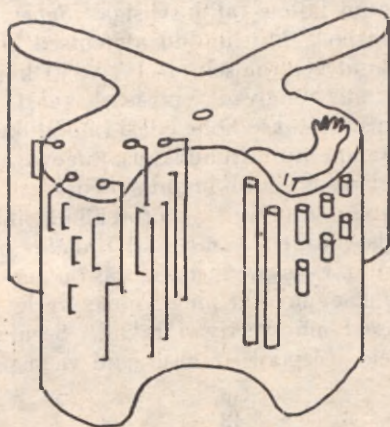


Jn. 28.

Eessarve mediaalneuronid on seotud keha asendiga, ruumitunnetusega. Refleks kulgeb lülineuronite vahendusel üle paljude segmentide; selja-, kõhu-, vaagnalihaste tegevus on kindlalt koordineeritud. Lateraalsed neuronid on suhteliselt lühijätkelised, refleks kulgeb üle väheste segmentide ja lihastalitlus on vähem koordineeritud ja kontrollitud (distaalsed jäsemelihased). Üks neuronite grupp innerveerib ühte lihast. Lihaskiud koos neid innerveeriva motoneuroniga (alfa-motoneuroniga) moodustavad motoorse ühiku.

Substantia intermedia's paikneb seljaaju elementaar- (päris-) aparaat: inter- (vahe-) neuronid, kommissuraal- ja assotsiatiivsed rakud. Need koguvad mitut liiki impulsse ja suunavad info väädi- ja motoneuronitele. Nad kujundavad refleksi, stereotüüpse vastuse ärritusele.

Valgeaine morfofunktsionaalne heterogeensus ei ole tänapäeval histoloogiliste meetoditega veel uuritav: mikroskoopiliselt on valgeaine enamvähem ühesuguse ehitusega, vaatamata regioonile. Eri-
nevused ilmnevad vaid topograafilisel ja funktsionaalsel uurimisel.



Jn. 29.